

*LE RÔLE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DISSOUE DANS L'EAU
ET LES THÉORIES DE PÜTTER*

PAR G. RANSON,

Docteur ès-sciences,
Assistant au Muséum National d'Histoire Naturelle.

Le Professeur allemand A. PÜTTER est mort récemment. Ses célèbres théories sont connues dans le monde entier. Comme toutes les autres, elles sont discutées, critiquées et certains repoussent complètement ses conclusions. Les hypothèses de ce savant physiologiste forment un ensemble cohérent extrêmement imposant. L'avenir démontrera-t-il l'exactitude de l'ensemble ou aboutira-t-il seulement à montrer la réalité de l'existence de la matière organique dissoute dans l'eau, précisant sa nature exacte, et son importance réelle pour la vie des animaux aquatiques, qui n'est peut-être pas tout à fait celle entrevue par PÜTTER ? Quoiqu'il en soit, ce physiologiste aura ouvert un chapitre nouveau de la physiologie et de la biologie, celui du rôle des matières organiques dans les échanges nutritifs chez les êtres vivants. On sait que seul celui des matières minérales avait été envisagé jusqu'ici. Le temps n'est plus où les formes étaient considérées isolément (méthode d'où sont sorties les lois de la morphologie), ni comme des systèmes fermés sur lesquels le milieu, dont on s'est attaché à préciser les éléments, intervenait seulement comme catalyseur, si l'on peut dire, de la manifestation des « potentialités » de l'être vivant.

Désormais ces stades sont dépassés ; la forme et les particularités morphologiques nous apparaissent maintenant comme la résultante des réactions morphogènes réciproques entre un protoplasma spécifique donné et les éléments physiques, minéraux et organiques du milieu. L'être vivant avec sa forme est un composé d'une substance spécifique et des éléments du milieu. L'intérêt des théories de PÜTTER est de nous mettre sur la voie de l'action possible des matières organiques comme composante.

Comme on le voit, il s'agit toujours de résoudre des questions de forme et de particularités morphologiques car c'est là la propriété fondamentale de la matière vivante, mais nous faisons sortir cette préoccupation des hypothèses idéales plus ou moins romanesques. Le problème de la forme et de ses variations auquel nous nous

heurtons lorsque nous voulons classer les espèces, devient celui même du fonctionnement du protoplasma vivant spécifique.

La physiologie, la biologie expérimentale ne sont que de nouveaux moyens d'investigation, venant après les autres, pour poursuivre historiquement les essais de solution du problème de la forme, donc de la vie.

J'ai été le premier à faire connaître en France les théories de PÜTTER. Je voudrais les rappeler brièvement et en profiter pour mettre au point quelques critiques et aussi quelques erreurs d'interprétation à leur sujet.

Je donnerai peu d'évaluations quantitatives car elles sont extrêmement différentes suivant les auteurs. Je veux préciser avant tout pour le moment, le sens général de ces théories et me placer, pour les faits acquis, au point de vue biologique seulement.

PÜTTER, dès 1907, partant de la détermination quantitative des besoins nutritifs des Invertébrés marins, est arrivé à cette constatation que le carbone absorbé par voie intestinale ne correspondait pas aux besoins totaux en carbone des animaux, qu'il y avait un déficit constant. Il émit alors l'hypothèse de la possibilité d'une absorption de matière organique en solution dans l'eau par la surface extérieure du corps qui apporterait le surplus nécessaire.

En 1907, il fait d'abord un certain nombre de remarques. Par l'analyse chimique, il détermine la quantité de carbone dissout dans l'eau de mer, puis le carbone que peuvent fournir les organismes du plancton. Il trouve une différence énorme entre les deux. « A l'état dissout, dit-il, un litre contient 92 mgr. de C., c'est-à-dire 24.000 fois plus de substance carbonée qu'en contiennent les organismes de ce même volume. Si l'on compare seulement la quantité de matières carbonées qui est dissoute sous forme de combinaisons complexes, c'est-à-dire 65 mgr. par litre, on en a encore 17.000 fois plus que dans les organismes. »

Déjà de la faible quantité de carbone fournie par les organismes, il émet des doutes sur l'idée que ceux-ci sont la seule source de nourriture des Invertébrés marins et il pose l'hypothèse du rôle prépondérant des substances dissoutes.

A cette hypothèse hâtive se présente l'objection suivante : les animaux aquatiques ne sont-ils pas susceptibles d'absorber assez d'organismes pour couvrir leurs besoins en carbone ? Pour y répondre il étudie ces besoins. Il apporte de nouvelles constatations. Il a fait des expériences très complètes sur les échanges nutritifs chez *Suberites domuncula* et *Cucumaria grubei*.

Il a trouvé que, pour un exemplaire moyen de *Suberites* de 60 gr. environ, il faut 0 mgr. 92 de substance carbonée par heure. Si l'Eponge ne se nourrissait qu'aux dépens des organismes, d'après les-

chiffres ci-dessus, elle devrait filtrer 242 litres d'eau, ce qui lui paraît impossible.

En admettant, comme on le fait, qu'une Eponge de 60 cm³ filtre 300 cm³ d'eau par heure, elle n'absorberait alors que 1/810 de la quantité de carbone nécessaire, et si l'on constate que le courant n'est pas assez fort pour entraîner tous les organismes du plancton, les Copépodes par exemple, on trouve que le courant d'eau n'amène qu'une quantité très faible du carbone nécessaire, sous forme d'organismes.

Au contraire, dit PÜTTER, si on admet l'utilisation des combinaisons carbonées dissoutes dans l'eau de mer, les 300 cm³ d'eau filtrée contiennent en substance carbonée plus qu'il n'en faut pour satisfaire les besoins de l'Eponge.

Il conclut, en généralisant, que pour toutes les Eponges il en est de même : la nourriture figurée n'a pas une part appréciable dans la nourriture générale et ces animaux sont réduits à se procurer une nourriture dissoute, qu'ils trouvent en abondance dans l'eau de mer.

Avec *Cucumaria grubei*, qui a besoin de 0 mgr. 40 de substance carbonée pour un poids de 14 grammes, il est difficile de tirer une conclusion aussi nette car il est difficile de calculer la quantité de substances nutritives que l'animal absorbe avec le sable et la vase qui remplissent son tube digestif.

Puis, suivant une autre voie, il détermine la quantité minima de carbone nécessaire à un animal d'après sa consommation d'oxygène. Il arrive ainsi à déterminer approximativement la quantité minima de substance carbonée transformée par heure. Là encore ses calculs lui montrent que les animaux considérés devraient filtrer une quantité trop considérable d'eau s'ils ne s'alimentaient que d'organismes planctoniques, tandis qu'ils trouvent plus qu'il leur est nécessaire de substance carbonée dans ce même volume d'eau sous forme dissoute.

Un des grands arguments de PÜTTER, est le suivant. Les Invertébrés étudiés devraient filtrer une quantité d'eau extrêmement grande pour subvenir à leurs besoins en se contentant d'organismes planctoniques. Or, dit-il, il ne semble pas possible que ces animaux puissent filtrer une pareille quantité d'eau. Cette question demande cependant à être étudiée de plus près, et c'est ce qu'il fait, non par la méthode biologique, mais toujours par la méthode physiologique.

Il calcule le volume d'eau nécessaire par heure à un animal, par la quantité minima d'O qui lui est utile pendant ce temps et la quantité d'O de l'eau de mer. Il trouve ainsi que ce volume d'eau est relativement faible, une et deux fois le volume de l'animal, deux ou trois fois pour *Tethys*, puis 85 fois pour *Suberites*. *Collozoum* paraît un cas exceptionnel et demande 144 fois son volume d'eau. Même dans ce faible volume les animaux peuvent trouver toute la substance

carbonée, sous forme dissoute, qui est nécessaire à leurs besoins nutritifs.

PÜTTER étudie ensuite la nourriture figurée des animaux. Là il pose clairement le problème à résoudre et qui est l'hypothèse à laquelle on arrive à la suite de mes observations. « Tant que la quantité de nourriture figurée (organismes planctoniques) absorbée, d'une part, et le besoin d'aliments dans l'unité de temps, d'autre part, n'auront pas été déterminés, on en pourra répondre qu'avec plus ou moins de vraisemblance à la question de savoir si la nourriture figurée suffit à couvrir les besoins nutritifs totaux. » C'est en effet cette détermination seule qui permettra de dire si les animaux couvrent normalement une partie de leurs besoins par une absorption autre que celle des organismes planctoniques.

Dans ce domaine, il cite les observations de divers auteurs sur des animaux de groupes variés. BURGER¹ dit, par exemple, qu'on rencontre rarement dans l'intestin des Némertes des masses de nourriture, quelquefois seulement il a rencontré des fragments de Crustacés. D'autres auteurs ont fait la même observation.

Celles de DOHRN² sont plus caractéristiques. A l'intérieur de l'intestin des Pycnogonides (Pantopodes), qui envoie de longs diverticules dans les extrémités, nagent un grand nombre de corps particuliers qui ne proviennent pas de l'extérieur, mais procèdent de l'épithélium de l'intestin et ceci d'une façon inexplicée. Par la contraction du tuyau intestinal ils sont maintenus continuellement en des mouvements irréguliers. On lit, page 57 : « Mais ce qui rend ces conditions absolument incompréhensibles, c'est l'absence de toute matière fécale. Malgré mille observations de Pycnogonides vivants, faites sous le microscope, je n'ai jamais remarqué la sortie de parcelles figurées par l'anus. »

Enfin, il cite les observations de SIMROTH³ sur les Mollusques (Amphineures, Néoménides, Polyplacophores, Scaphopodes), et celles de RAUSCHENPLAT⁴ chez divers Invertébrés marins qui n'ont pas trouvé de restes appréciables dans leurs intestins.

Etant donné que la constatation de la quantité d'organismes dans le tube digestif des animaux aquatiques est un point essentiel dans la question qui nous préoccupe, il ne me semble pas que les travaux cités soient suffisants et je crois qu'il y a des observations systématiques à entreprendre à ce sujet. Les recherches de SAVAGE (1925) sur la nourriture de l'Huître, pourraient servir de modèle.

En ce qui concerne les animaux de grands fonds, dit PÜTTER,

1. BURGER. Nemertinen in : Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd 22, 1895.
2. DOHRN. Pantopoden in : Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd 3, 1881.
3. SIMROTH. Mollusca in Bronn's Klassen und Ordnungen, 1892-94.
4. RAUSCHENPLAT. Ueber die Nahrung von Tieren aus der Kieler Bucht ; Miss. Meer. Bd 5, 1901.

dans un chapitre spécial, on ne peut admettre que les organismes morts et tombant sur le fond puissent leur servir de nourriture, car étant donnée la faible vitesse avec laquelle ils sont entraînés, par suite des courants, leur substance serait utilisée par les bactéries bien avant d'atteindre les fonds de 3.000 à 6.000 mètres.

Au contraire, ces animaux trouvent dans leur milieu, toute la substance dissoute qui leur est nécessaire.

A ce propos, il est juste de rappeler que, déjà, en 1874, W. THOMSON faisait les observations suivantes : « Il paraît n'y avoir, au fond de la mer, que peu ou point de lumière, et il n'y existe bien certainement d'autres végétaux que ceux qui y tombent de la surface, et pourtant les animaux abondent dans le fond de la mer. Au premier abord, il est certainement difficile de comprendre comment se soutient la vie de cette vaste multitude animale, privée, selon toute apparence, de tout moyen de subsister. Toute eau de mer contient une certaine quantité de matières organiques en solution et en suspension. » Il suppose que cette matière organique peut provenir de la décomposition des animaux et des plantes. Puis il conclut : « il est parfaitement compréhensible qu'une foule d'animaux puisse subsister dans ces sombres abîmes ; mais il est nécessaire qu'ils appartiennent surtout à des espèces susceptibles de se nourrir par l'absorption, au travers des membranes de leur corps, des matières en dissolution ». Cet auteur avait, en somme, devancé PÜTTER¹.

Etant admis, d'une part, que pour les animaux aquatiques les organismes planctoniques ne constituent pas la seule source de nourriture et que, d'autre part, il y a dans l'eau, à l'état dissous, de la matière organique en quantité largement suffisante pour satisfaire leurs besoins, on peut se demander par quelle voie se fait l'absorption de cette matière dissoute.

PÜTTER signale qu'un organe spécial n'est pas indispensable. La possibilité d'absorber des substances dissoutes, est, dit-il, un phénomène très général. Les cellules des Mammifères prennent leur nourriture dans les liquides corporels environnants. Les Protozoaires de les Bactéries prennent leurs aliments dans le milieu extérieur. C'est de cette manière qu'un grand nombre d'autres animaux prennent la plupart de leur nourriture. La mer forme, pour ces sortes d'animaux, la lymphe dont ils vivent.

D'autre part, il faut se libérer de l'idée que l'absorption de l'O₂ diffère de celle des autres substances dissoutes et les branchies des animaux aquatiques qui prennent l'O₂ dans l'eau ne font qu'absorber une substance dissoute particulière, et rien ne s'oppose à l'idée

1. LOHMANN (1909), repris par A. KROGH (1931), prétend que si PÜTTER avait raison, la faune des grandes profondeurs serait aussi abondante qu'en surface. Cette objection a vraiment peu de valeur, car elle ne tient pas compte des autres conditions (lumière, etc.) physiques et chimiques si importantes propres aux eaux des grands fonds.

qu'elles peuvent en absorber d'autres de nature différente. Les surfaces susceptibles d'accomplir cette absorption ne doivent pas être recouvertes d'une carapace calcaire, de couches de chitine, de parois de cellulose, etc. Chez les animaux qui présentent ces particularités, on doit s'attendre à trouver des dispositions spéciales, tandis que chez les autres, où les cellules superficielles ne présentent aucune différenciation particulière, l'absorption peut avoir lieu par toute la surface du corps.

Chez certains Invertébrés, l'intestin joue, sans aucun doute, un rôle important dans l'absorption de matières dissoutes, car il y passe beaucoup d'eau : *Alcyonium*, Rhizostomes, etc. Chez les Polyclades (Lang) et les *Capitella* (Eisig), l'intestin a été considéré par ces auteurs comme un organe respiratoire par suite de la grande quantité d'eau qui y passe. En même temps que l'O doivent être absorbées d'autres substances dissoutes.

Mais ce sont les branchies qui présentent d'excellentes conditions pour l'absorption de substances dissoutes. Il montre que le besoin en O d'un animal n'est pas en rapport avec le développement des branchies en comparant, entre autres, un Rhizostome et une Salpe.

Il conclut que si l'on considère les branchies et organes analogues comme des organes d'absorption de substances dissoutes, on comprend comment un grand nombre d'animaux arrivent à satisfaire leurs besoins nutritifs si élevés.

PÜTTER ne nie pas le rôle que jouent les organismes planctoniques dans la nutrition : « Nous n'avons pas le droit d'enlever à la nourriture figurée qu'absorbent les animaux, dont il a été question plus haut, son importance physiologique. »

Pour montrer que la nourriture figurée joue un rôle peu important dans les échanges chez des Invertébrés, il faudrait en faire l'élevage en excluant toute nourriture figurée. Ce rôle se ramène sans doute à l'absorption de substances particulières qui ne se présentent pas autrement ou en faible quantité. En tout cas, d'après l'auteur, l'essentiel de l'absorption aurait lieu autrement que par l'intestin et surtout autrement que par la nourriture figurée. Pour lui, l'intestin des Invertébrés jouerait aussi un rôle de sécrétion.

Nous sommes donc arrivés à l'idée principale de PÜTTER : les substances en solution dans l'eau constituent la source essentielle des besoins nutritifs des Invertébrés marins, ces substances étant absorbées quelquefois par l'intestin mais, en général, par la surface du corps et plus particulièrement par les branchies. Les organismes planctoniques qui passent dans l'intestin ne jouent qu'un rôle secondaire dans la nutrition.

Evidemment, cela pose le problème suivant : Est-ce que les Invertébrés sont capables de vivre uniquement aux dépens de substances en solution ? PÜTTER y répond en rappelant que les cellules isolées

d'organismes pluricellulaires s'alimentent aux dépens de substances dissoutes et que, à l'exception des cellules intestinales de quelques Invertébrés inférieurs, chez presque tous les Métazoaires la faculté d'absorber de la nourriture figurée est perdue. Les cellules des tissus prennent leur nourriture des substances alimentaires dissoutes dans les liquides du corps. Enfin, beaucoup de parasites ne se nourrissent que de substances dissoutes dans les liquides de l'hôte. Il compare le liquide de celui-ci à la mer qui, pour bien des animaux dit-il, constitue une solution de nourriture où ils puisent pour leurs besoins.

Aux observations précédentes, PÜTTER aurait pu ajouter celles déjà anciennes de MEREJKOWSKY (1879) sur les Méduses et les Eponges, qui avait émis pour les anomalies qu'il signale, l'hypothèse d'une seule nutrition par absorption au niveau de la surface extérieure du corps, de substances dissoutes dans l'eau. Voici ce qu'il disait (d'après A. DE VARENNE)¹ : « On trouve des individus (de *Bougainvillea paradoxa*) qui n'ont absolument pas de manubrium. Il n'y a pas atrophie mais bien privation. Le système gastro-vasculaire consiste seulement en un canal circulaire et en quatre canaux rayonnants qui se réunissent au sommet sans former rien qui ressemble à un estomac. Ce système gastro-vasculaire est dépourvu de communication avec l'extérieur. Le fait est étrange parce que ces anomalies ont été observées plus souvent chez des Méduses qui sont aussi grosses que les individus adultes et normaux. Elles doivent par conséquent avoir été capables de croître et de se nourrir elles-mêmes, puisque, d'embryons microscopiques qu'elles étaient, elles ont atteint une grosseur de plus de un demi-centimètre.

Chez une autre petite Méduse, un peu différente de la précédente, j'ai rencontré, quoique moins fréquemment, des individus sans manubrium ni orifice buccal..

On peut donc prouver que, au moins dans deux espèces différentes, la Méduse peut vivre, s'accroître et se développer sans avoir besoin d'organe de la digestion, et aussi en apparence sans se nourrir, puisque les éléments nutritifs ne peuvent pénétrer dans l'intérieur du système gastro-vasculaire. En cherchant toutes les façons dont cette nutrition peut s'opérer, je puis seulement m'appuyer sur une hypothèse qui me paraît seule probable. Nous sommes amenés, par ces faits, à admettre que la Méduse peut se nourrir au moyen de son ectoderme en absorbant les substances organiques dissoutes dans l'eau de mer. Cette supposition est la plus probable, puisque, comme je l'ai démontré dans le cas des Eponges, celles-ci, dans certains cas, se nourrissent aussi de la matière organique dissoute dans l'eau de mer et aussi au moyen de leur ectoderme.

1. *Archives de Zool. exp.*, 8, 1879-80, p. xlii.

Le nombre comparativement grand des anomalies de cette espèce que l'on peut observer prouve qu'il n'est en aucune façon impossible, ni même difficile pour une Méduse de se passer de son endoderme pour vivre et atteindre son état normal, absolument comme cela a lieu pour certaines Eponges.

Nous pouvons donc conclure que, dans certains cas au moins, l'ectoderme peut remplir la fonction de l'endoderme, c'est-à-dire qu'il peut aussi bien que ce dernier extraire et assimiler les matières organiques dissoutes dans l'eau. Il ne peut être mis en doute que nous ayons réellement affaire à des matières organiques dissoutes dans l'eau, et que ce ne soit pas sous forme de particules solides que la nourriture est absorbée ; car l'examen de la surface de la Méduse prouve que jamais elle ne contient aucune particule solide. Nous avons ainsi deux cas de ce mode de nutrition presque complètement prouvés dans la classe des Eponges et dans celle des Hydroméduses. »

On peut voir, par là aussi, que l'hypothèse d'une telle nutrition dans certains cas, a été envisagée depuis fort longtemps déjà.

(A suivre.)